Œcol. Plant., 1979, **14** (3), 273-287.

Les variables régionalisées dans l'interface végétal-primate : étude appliquée à des espèces arborescentes d'une forêt semi-décidue du Sri Lanka

A. HLADIK *

RÉSUMÉ

La plupart des espèces forestières ne sont pas réparties au hasard, mais selon divers patrons sous la dépendance de facteurs physiques et biologiques (compétition ou affinités interspécifiques, dispersion des graines par les animaux, etc.). La présente étude concerne la distribution des végétaux d'une forêt tropicale semi-décidue de la zone sèche du Sri Lanka. Une analyse quantitative, basée sur la mesure de la surface de couronne de chaque arbre, permet d'appréhender certaines relations avec les choix alimentaires de plusieurs espèces de Primates qui se nourrissent des feuillages, des fleurs ou des fruits. La classification des différents types de répartition spatiale des arbres est basée sur une étude des variogrammes, réalisée sur une surface de 50 ha.

SUMMARY

Individual plants of most forest species are distributed according to an irregular but non-random pattern depending on physical and biological factors (interspecific competition or affinities, seed dispersal by animals, etc.). The distribution of plants in a dry semi-deciduous tropical forest in Sri Lanka was studied in relation to the food choices of different primate species utilizing leaves, flowers and fruits. The quantitative study of plant distribution was based on measures of canopy areas in a sample area of 50 ha divided into equal quadrats. The variation of distribution of the different plant species in these quadrats was analysed by the variogram function allowing classification of types of spatial distribution.

L'analyse de la répartition des organismes vivants fixés que sont les végétaux est indispensable à la compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Une étude détaillée de la disposition spatiale de chaque espèce végétale permet d'appréhender sa biologie dans ses rapports avec les paramètres physicochimiques du milieu et dans ses relations avec les autres espèces végétales et animales. En effet, pour chacune d'elle, le mode de répartition reflète les capacités d'adaptation des individus tout d'abord au milieu physique : l'implantation des plantules puis la croissance des individus, se font dans des conditions particulières d'éclairement, d'humidité, de pH, etc., avec une marge d'adaptation variable selon les espèces. Cette implantation est également fonction des phénomènes de compétition ou de coopération avec les espèces présentes localement, dont chacune a ses propres caractéristiques structurales et biochimiques, notamment ses secrétions antagonistes ou stimulantes agissant sur une autre espèce. Toutes ces capacités d'adaptation traduisent un long passé de coévolution des espèces végétales qui ont interagi entre

* C.N.R.S., Laboratoire d'Écologie tropicale, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

Œcologia Plantarum, tome 14, 0029-8557/1979/273/ $ 4.00/© Gauthier-Villars.

elles mais aussi avec les espèces animales du milieu : ainsi, les animaux qui se nourrissent des fruits charnus, en laissant des graines viables dans leurs fèces, les dispersent et favorisent une meilleure implantation des plantules (HLADIK et HLADIK, 1967 et 1969).

Il s'agit donc, dans cette optique, de caractériser la répartition spatiale d'une espèce végétale par rapport aux autres afin de définir ses relations globales avec l'environnement incluant même les espèces animales présentes. Cette démarche est très différente de l'approche des phytosociologues qui définissent l'association végétale, c'est-à-dire le groupe d'espèces vivant ensemble, en recherchant parmi elles les plus caractéristiques. Alors que cette dernière approche nécessite l'utilisation de surfaces de relevés dites « homogènes » et d'une aire minimale d'échantillonnage, de manière à obtenir des résultats reproductibles et classifiables, il s'avère que les forêts tropicales sont des milieux hétérogènes complexes, « en mosaïque » (AUBRÉVILLE, 1938). La notion d'hétérogénéité a été reprise par de nombreux auteurs qui considèrent que les chutes d'arbres sont le facteur moteur de la sylvigénèse, c'est-à-dire de la dynamique de la forêt (OLDEMAN, 1974; WHITMORE, 1975; RICKLEFS, 1977; HLADIK, 1978). Cette notion évidente en forêt tropicale serait également applicable aux forêts tempérées (JONES, 1945; WILLIAMSON, 1975).

Dans l'étude qui suit, l'individu végétal sera caractérisé à un moment donné et en un lieu donné, non pas par le seul qualificatif présence-absence, mais par une valeur quantitative représentative de sa biomasse : nous avons choisi la surface des couronnes plutôt que la surface terrière car cette valeur est plus directement représentative de la capacité photosynthétique, donc de la production de chaque individu. Le but de notre analyse est, en effet, l'étude des disponibilités alimentaires de la forêt pour les Primates et nous considérons chaque végétal en tant que producteur potentiel de feuillage, de fleurs ou de fruits consommables par les animaux. Les différentes productions par rapport à la surface de couronne unitaire de chaque espèce ont déjà été définies et mesurées (HLADIK et HLADIK, 1972).

TERRAIN D'ÉTUDE

La forêt dense tropicale étudiée est relativement peu complexe en ce sens que, se situant dans une zone sèche de Sri Lanka, elle n'est composée que d'un petit nombre d'espèces. Une étude générale de la végétation, avec échantillonnage systématique sur 3 km^2, a été faite dans les termes classiques de densité, fréquence et dominance combinées par W. DITTUS (1977). Sur une surface de 50 ha, nous avons cartographié 52 espèces végétales arborescentes (HLADIK et HLADIK, 1972). Le travail de délimitation des couronnes d'arbres sur une photographie arérienne (*fig.* 1), a été d'autant plus simplifié que le sous-bois de la forêt avait été préalablement dégagé dans cette zone pour mettre en évidence des ruines archéologiques. A titre de contrôle, la forêt intacte avoisinante a été étudiée comparativement le long de transects. Sans être gênés par les lianes et les arbustes, il a donc été relativement facile de faire la correspondance entre les troncs d'arbres repérés et identifiés au sol et la couronne correspondante sur la photographie agrandie au 1/2 500. Sur la figure 2, nous représentons une partie du terrain d'étude en faisant apparaître quelques espèces.

Sur ces 50 ha de terrain, vivent des groupes de plusieurs espèces de Primates : neuf groupes de *Presbytis senex* (avec quatre à cinq individus dans chaque groupe occupant un petit territoire); deux groupes de *Presbytis entellus* (avec une vingtaine d'individus par groupe, sur un territoire assez vaste); un groupe de *Macaca sinica* (moins nombreux mais utilisant aussi la forêt avoisinante car leur territoire est très grand). Les cartes des territoires de ces différents groupes ont été publiées par ailleurs (HLADIK et HLADIK, 1972). Les « surfaces moyennes exploitées » définies par C. M. HLADIK (1977), sensiblement différentes des surfaces territoriales des groupes de chaque espèce de Singe, sont en moyenne proportionnelles aux ressources alimentaires utilisées par le groupe. Pour chaque espèce animale, en effet, une stratégie adaptative impliquant l'usage préférentiel de certaines plantes, selon leur répartition, aboutit à un usage optimal des ressources renouvelables.

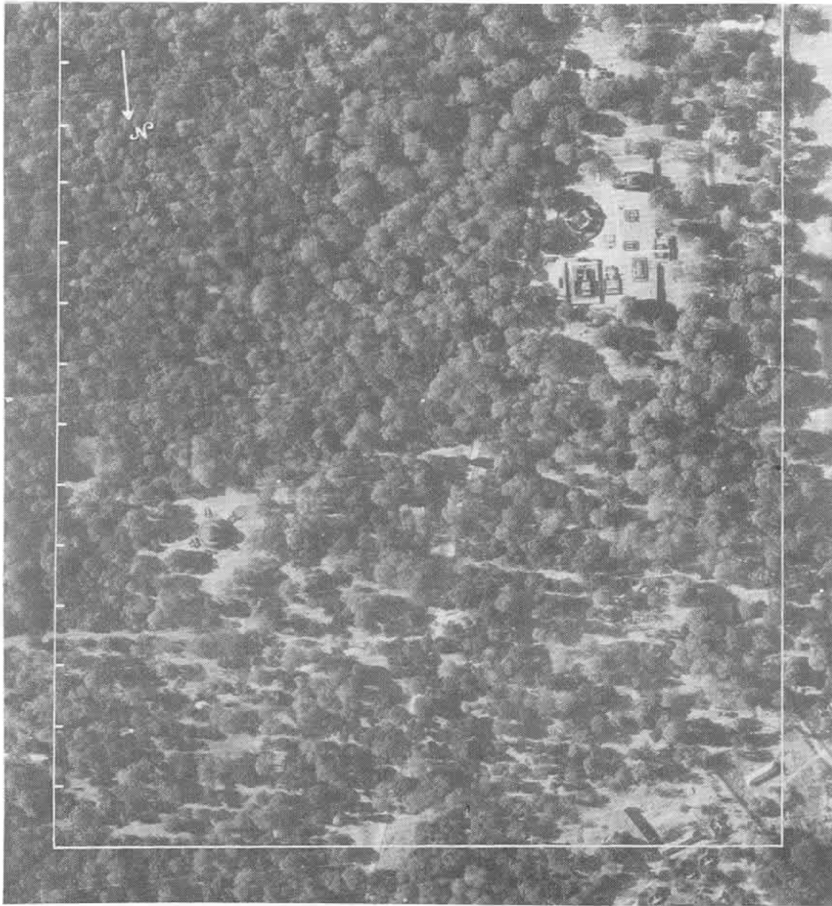


FIG. 1. — Photographie aérienne de la forêt dense semi-décidue de Polonnaruwa (General Survey Office, Sri Lanka). Une partie du terrain d'étude qui a été utilisée pour extraire les données numériques traitées dans la présente analyse est délimitée d'un trait blanc. Ce terrain est limité à l'Ouest par un lac et il s'étend vers l'Est dans une zone de forêt « intacte » où la présence de lianes ne permettait pas de délimiter les couronnes des arbres avec une précision suffisante.

MÉTHODE D'ANALYSE

La zone d'étude, irrégulière de forme, a été divisée en quadrats de 50 sur 50 m (2 500 m^2); cette dimension a été choisie en rapport avec les ordres de grandeur des déplacements des animaux. Dans chaque quadrat et pour chaque espèce végétale étudiée, nous avons calculé la surface totale des couronnes (un ou plusieurs arbres, ou couverture partielle, selon les cas). Nous obtenons ainsi des grilles de chiffres pour chaque espèce (tableaux I à VI).

Nous utilisons comme outil mathématique d'analyse, la fonction variogramme γ qui, par l'intermédiaire de la notion de variance des accroissements, permet l'étude de l'organisation de la variable sur un axe selon la formule :

$$\gamma_{hi} = \frac{1}{ni} [Z_{(x)} - Z_{(x+hi)}]^2,$$

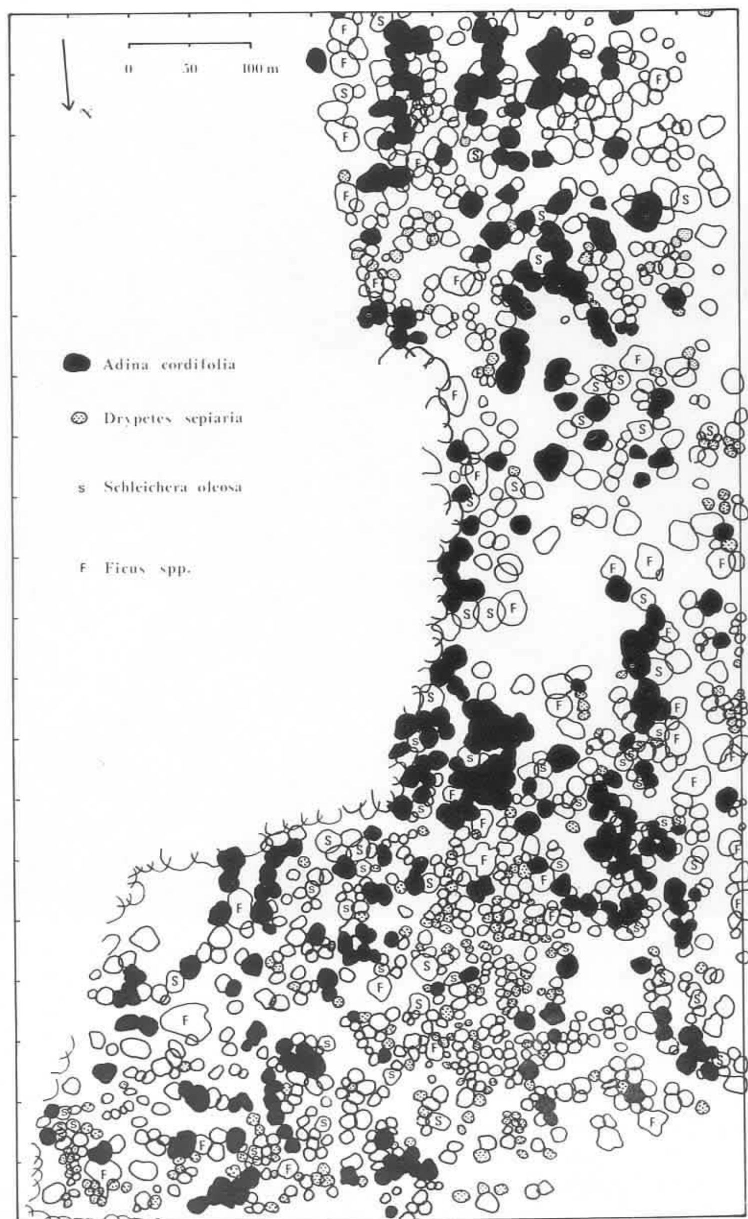


FIG. 2. — Représentation cartographique des projections au sol des couronnes d'arbres sur un rectangle de 450 sur 1 000 m. Les quadrats de 50 m de côté qui ont servi à établir les tableaux I à VI sont indiqués par les graduations des côtés du rectangle. Les symboles représentent les couronnes de trois espèces arborescentes et un genre plurispécifique, parmi les plus importants.

où la variable $Z_{(x)}$ est la surface de couronne des arbres de l'espèce étudiée dans le x-ième quadrat, $Z_{(x+hi)}$ est la surface de couronne dans le quadrat à la distance hi du x-ième quadrat, ni est le nombre d'opérations effectuées.

Cette méthode qui évite une étude statistique « globale », est basée sur la théorie des variables régionalisées (MATHERON, 1965). Initialement mise au point pour l'étude des gisements miniers, elle est actuellement utilisée dans l'analyse des structures de peuplements forestiers (MILLIER *et al.*, 1970; BOUCHON, 1974; MARBEAU, 1976). Une application récente, sur les problèmes de compétition, a permis de mettre en évidence que, dans un peuplement monospécifique mais non clonal, l'influence apparente d'un arbre sur ses voisins passe par un maximum lorsqu'on considère des espacements de plus en plus faible (BACHACOU et DECOURT, 1977).

Nous utilisons ici la fonction variogramme pour traiter de la répartition spatiale de chacune des espèces végétales sur l'ensemble de la surface étudiée afin de pouvoir analyser son rôle dans la stratégie alimentaire des différentes espèces de Primates.

D'une façon pratique, le premier point du variogramme correspond à la somme des carrés des différences entre les surfaces de couronnes (*Z*) calculées dans deux quadrats contigus, divisée par le nombre d'opérations effectuées. Nous étudions donc, en fait, la variation de Z lorsque l'on se déplace de 50 en 50 m, cette valeur étant supposée localisée au centre de nos quadrats de 2 500 m^2. Le deuxième point du variogramme (déplacement de 100 m) est la somme des carrés des différences entre les valeurs de *Z* dans les quadrats non contigus séparés par un quadrat, divisée par le nombre de couples effectués. Le troisième point (déplacement de 150 m) correspond aux quadrats non contigus séparés par deux quadrats, etc. jusqu'à une distance qui ne doit pas dépasser le quart de la longueur totale du terrain pour rester significative (MILLIER *et al.*, 1970).

Dans notre étude, nous avons effectué ce calcul d'une part sur toutes les lignes de la grille (direction Est-Ouest de notre terrain) et d'autre part sur toutes les colonnes (direction Nord-Sud sur le terrain). Nous obtenons ainsi deux variogrammes unidirectionnels qui peuvent être analysés séparément et qui peuvent montrer, en cas de différence, une anisotropie de répartition de l'espèce végétale étudiée.

Nous avons ensuite calculé un variogramme moyen en effectuant point par point, la somme des deux variogrammes unidirectionnels, modulée par le nombre de couples utilisés dans chacun d'eux. Cela nous permettra de comparer la répartition des différentes espèces végétales étudiées.

La fonction variogramme reflète deux fois les différences par rapport à la moyenne. On la représente donc sous la forme d'un demi-variogramme ($1/2\ \gamma$) ce qui permet de la localiser par rapport à la variance. La forme des demi-variogrammes généralement obtenus dans les études forestières (*fig.* 3) décrit un phénomène de transition caractérisé par les trois paramètres suivants : c = la variance, c_0 = l'effet de pépite, a = la portée.

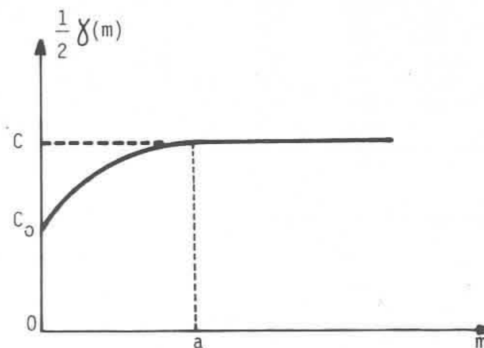


FIG. 3. — Variogramme théorique : *a*, la protée; *C*, la variance et C_0, l'effet de pépite.

L'effet de pépite (ou discontinuité à l'origine) traduit l'existence d'une structure de base (soit la couronne d'arbre elle-même, soit le groupe de couronne d'arbres d'une même espèce). La portée correspond à la zone de structuration. Au-delà de cette valeur, lorsque le plateau de la variance est atteint, il y a indépendance des différentes valeurs de la variable.

INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

Les résultats présentés concernent quelques espèces végétales consommées de manière préférentielle par les trois espèces de Primates.

1. *Adina cordifolia* (Roxb.) Grandis — Rubiaceae

Données numériques : tableau I.

Variogramme : figure 4.

L'*Adina* est un grand arbre commun dont le feuillage, les fleurs et les fruits sont consommés préférentiellement par l'espèce de singe qui vit en petits groupes peu

TABLEAU I

Répartition des surfaces de couronne (m²) de Adina cordifolia *dans les quadrats de 2 500 m² délimités sur la figure 2. Les points indiquent les quadrats où aucune mesure n'a été faite* (partie intacte de la forêt ou présence de ruines archéologiques).

.	.	.	.	450	2 090	875	2 150	1 100	300	0
.	.	.	.	0	1 450	1 575	1 325	515	0	0
.	.	.	.	530	1 475	200	1 340	150	225	0
.	.	.	.	330	0	875	1 700	1 890	1 300	0
.	.	.	.	0	240	215	1 415	1 625	265	0
.	.	.	.	.	2 300	0	1 315	1 100	225	150
.	.	.	.	.	.	0	1 090	1 140	700	0
.	.	.	.	.	.	450	1 000	725	990	40
.	.	.	.	.	.	800	415	0	0	340
.	.	.	.	.	.	1 860	0	730	290	365
.	.	.	.	.	.	450	.	.	2 140	415
.	.	.	.	.	.	2 490	515	150	1 750	0
.	.	.	.	.	2 650	2 515	1 715	790	370	0
.	.	.	.	190	425	820	570	950	670	250
.	.	625	650	425	590	320	225	720	1 020	75
.	.	375	320	925	115	0	25	420	475	125
0	265	225	25	360	75	120	395	95	225	0
215	30	190	855	25	65	0	265	0	270	740
70	525	500	645	90	115	0	230	0	165	
150	165	815	25	265	900	0	0	.	.	.

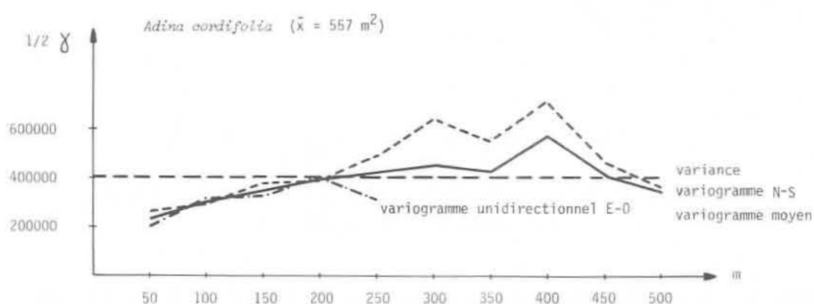


FIG. 4. — Variogrammes des surfaces des couronnes de *Adina cordifolia* (Rubiaceae).

mobiles : *Presbytis senex*. La moyenne de couverture des couronnes sur les quadrats de 2 500 m^2 est élevée ($\bar{x} = 557\ m^2$) avec une variance relativement basse. Les deux demi-variogrammes (Nord-Sud et Est-Ouest) sont très semblables : il n'y a donc pas d'anisotropie dans la répartition. La portée de ces variogrammes est de l'ordre de 200 m. Cette distance correspond au déplacement journalier moyen du *Presbytis senex* qui reste donc dans la zone de structuration des *Adina cordifolia* inclus dans son territoire.

2. *Drypetes sepiaria* (Wight et Arn.) Pax et Hoffm. — Euphorbiaceae

Données numériques : tableau II.

Variogramme : figure 5.

TABLEAU II

Répartition des surfaces de couronne (m^2) de Drypetes sepiaria.

.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	60
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	90	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	130	0	80	0	40	100
.	.	.	.	90	170	0	0	160	160	45
.	.	.	.	.	40	75	0	0	0	80
.	.	.	.	.	.	75	0	0	50	25
.	.	.	.	.	.	0	50	0	0	190
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	225
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	40
.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	15
.	.	.	.	.	.	0	0	140	30	155
.	.	.	.	.	0	0	0	115	0	30
.	.	.	.	0	40	30	45	55	0	0
.	.	0	45	25	45	180	170	0	0	0
.	.	0	75	90	140	240	140	0	30	0
0	0	0	0	105	40	175	130	15	0	45
15	75	0	25	0	125	105	50	40	0	0
95	0	100	45	5	155	145	90	0	0	.
170	165	115	225	75	0	275	80	.	.	.

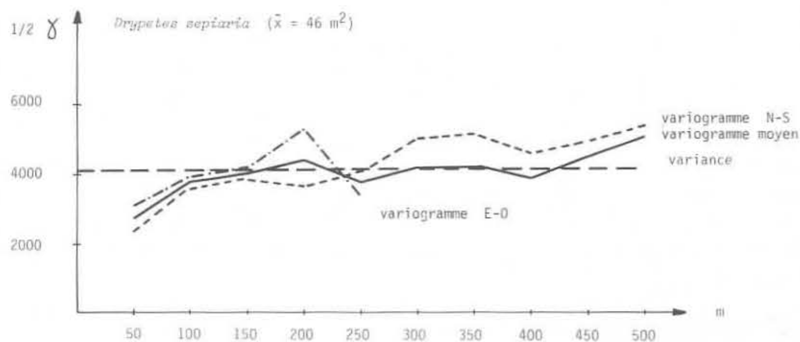


FIG. 5. — Variogrammes des surfaces des couronnes de *Drypetes sepiaria* (Euphorbiaceae).

Cette espèce est aussi commune que l'*Adina* mais, s'agissant d'un arbre de plus petite taille, la moyenne des surfaces de couverture par quadrat est beaucoup plus faible ($\bar{x}=46$ m^2). Cette espèce est surtout utilisée par le *Presbytis entellus* qui consomme son feuillage aussi bien que ses fruits. La portée du variogramme ne semble pas excéder 150 m. Les déplacements quotidiens des animaux utilisateurs, beaucoup plus mobiles que dans le cas précédent (environ 800 m par jour) dépassent donc largement la zone de structuration. Nous avions cependant pu calculer (Hladik et Hladik, 1972) que les quantités d'aliments disponibles pour les différents groupes de singes étaient approximativement égales. Les variogrammes font apparaître une irrégularité de répartition qu'il faut rapprocher, chez *Presbytis entellus*, d'une stratégie alimentaire plus « flexible » que celle de *P. senex* (Hladik, 1977) autorisant l'utilisation d'un plus grand nombre de végétaux dont les quantités respectives sont variables localement.

3. *Schleichera oleosa* (Lour.) Oken — Sapindaceae

Données numériques : tableau III.

Variogramme : figure 6.

Cette espèce est très utilisée par certains groupes de *Presbytis senex*, bien qu'elle soit beaucoup moins commune que l'*Adina* : $\bar{x}=78$ m^2. Les variogrammes unidirectionnels montrent une anisotropie dans la répartition à partir de 100 m. La portée vaut également 100 m environ.

Tableau III

Répartition des surfaces de couronne (m²) de Schleichera oleosa.

.	.	.	.	0	215	0	0	0	0	0
.	.	.	.	175	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	90	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	320	20	40	390
.	.	.	.	0	0	0	305	0	0	0
.	.	.	.	.	0	0	0	30	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	670	220	50
.	.	.	.	.	.	0	125	0	130	115
.	.	.	.	.	.	225	80	0	0	0
.	.	.	.	.	.	380	25	0	245	20
.	.	.	.	.	.	730	.	.	125	0
.	.	.	.	.	.	25	0	0	440	0
.	.	.	.	.	340	200	145	65	420	0
.	.	.	.	650	180	0	0	280	150	0
.	.	0	110	350	165	0	50	40	45	140
.	.	0	0	100	195	0	15	55	115	0
0	180	0	0	20	445	80	0	0	145	125
0	0	0	20	95	120	0	0	0	0	230
0	0	15	30	70	140	50	0	0	0	.
0	0	65	0	70	40	0	0	.	.	.

4. *Walsura piscidia* Roxb. — Meliaceae

Données numériques : tableau IV.

Variogramme : figure 7.

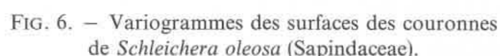


FIG. 6. — Variogrammes des surfaces des couronnes de *Schleichera oleosa* (Sapindaceae).

Pour cette espèce dont le feuillage est consommé en grande quantité par *P. entellus*, la grille des données (tableau IV) montre une répartition spatiale très groupée dans le quart Nord-Est du terrain. Les deux variogrammes obtenus sont évidemment fort dissemblables et montrent cette anisotropie. Ils n'atteignent pas la valeur de la variance. En conséquence, les données ne semblent pas suffisantes pour discuter de la répartition de cette espèce. Il va de soi que celle-ci n'est utilisée que par le groupe de *P. entellus* vivant sur le terrain Nord; le groupe vivant sur le terrain Sud utilise une autre espèce végétale de remplacement.

TABLEAU IV

Répartition des surfaces de couronne (m^2) *de* Walsura piscidia.

.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	140
.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	15
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	0	120	70	0	0	0	80	65	0
.	.	105	165	0	0	0	40	0	65	0
0	150	40	220	15	0	30	0	50	0	100
130	130	225	125	70	20	115	75	180	70	0
170	250	120	155	0	170	55	75	155	75	.
20	105	140	225	0	165	0	0	.	.	.

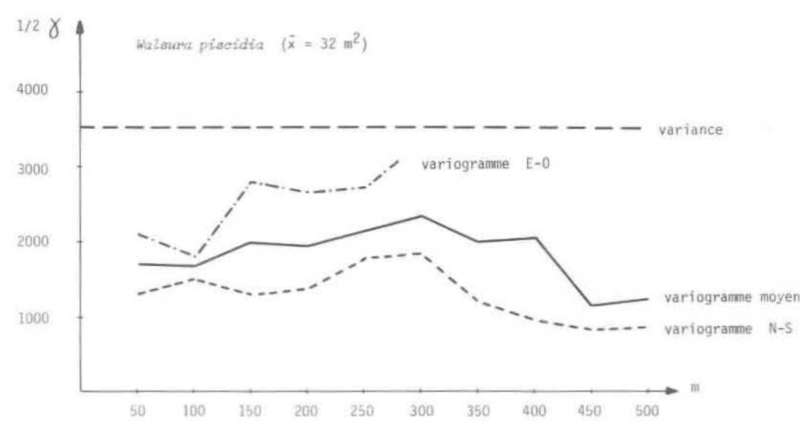


FIG. 7. — Variogrammes des surfaces des couronnes de *Walsura piscidia* (Meliaceae).

5. *Ficus spp.* — Moraceae

Données numériques : tableau V.

Variogramme : figure 8.

Nous avons groupé toutes les espèces du genre *Ficus* dont la production globale de figues dure pratiquement toute l'année. Cette ressource alimentaire est très importante pour toutes les espèces de Primates : $\bar{x}=88$ m^2. Les deux variogrammes obtenus sont relativement voisins. La portée est assez faible, entre 100 et 150 m.

TABLEAU V

Répartition des surfaces de couronne (m²) des diverses espèces de Ficus.

.	.	.	.	690	0	0	0	40	0	20
.	.	.	.	200	0	0	0	40	230	0
.	.	.	.	590	250	20	0	0	0	0
.	.	.	.	400	0	0	0	0	20	0
.	.	.	.	425	155	450	0	0	0	0
.	.	.	.	.	65	0	0	0	355	15
.	.	.	.	.	.	90	0	20	40	0
.	.	.	.	.	.	675	0	40	0	15
.	.	.	.	.	.	100	40	0	15	0
.	.	.	.	.	.	0	100	425	505	520
.	.	.	.	.	.	0	.	.	190	0
.	.	.	.	.	.	0	130	165	0	25
.	.	.	.	.	0	15	0	0	20	530
.	.	.	.	0	0	455	0	0	0	15
.	.	295	0	0	0	405	265	0	0	195
.	.	265	0	0	0	0	115	0	0	95
0	625	75	0	155	100	0	0	0	0	15
0	130	30	0	0	195	40	0	0	0	0
95	65	0	0	0	0	0	0	0	325	.
500	20	20	190	0	0	0	0	.	.	.

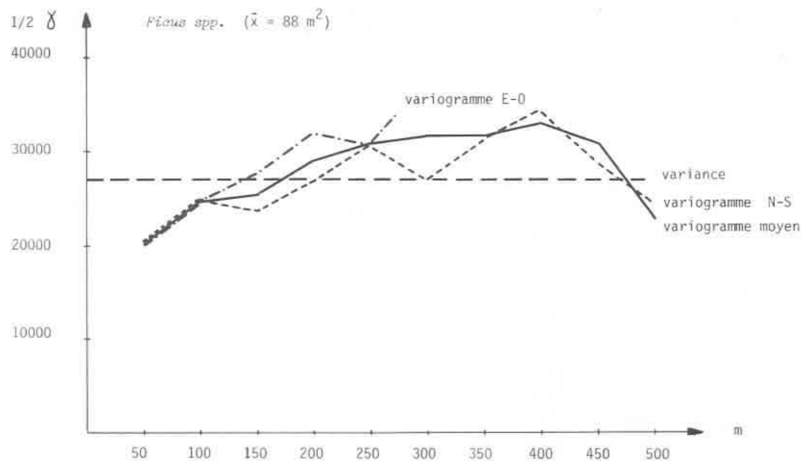


FIG. 8. — Variogrammes des surfaces des couronnes des diverses espèces du genre *Ficus* (Moraceae).

6. *Strychnos potatorum* L. f. — Loganiaceae

Données numériques : tableau VI.

Variogramme : figure 9.

C'est une des rares espèces végétales arborescentes que les Macaques utilisent pour leurs feuilles. La couverture moyenne est faible ($\overline{x}=22$ m^2) et la variance très grande. La répartition spatiale est en effet très irrégulière. La portée est assez faible,

TABLEAU VI

Répartition des surfaces de couronne (m²) de Strychnos potatorum.

.	.	.	.	0	70	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	65	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	0	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	0	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	100	0	70	45	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	.	0	.	.	0	0
.	.	.	.	.	.	0	0	0	0	0
.	.	.	.	.	140	55	0	0	0	0
.	.	.	.	0	45	0	0	0	0	0
.	.	0	0	130	105	75	95	40	0	55
.	.	105	115	15	130	55	270	90	0	0
0	0	245	165	65	0	0	0	0	0	0
55	0	105	65	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	250	175	0	0	0	0	0	.
0	0	40	0	0	0	0	0	.	.	.

entre 100 et 150 m, et la pente du variogramme est très forte mais dès la valeur de la variance atteinte, les variogrammes Est-Ouest et Nord-Sud montrent un phénomène de dérive caractérisé.

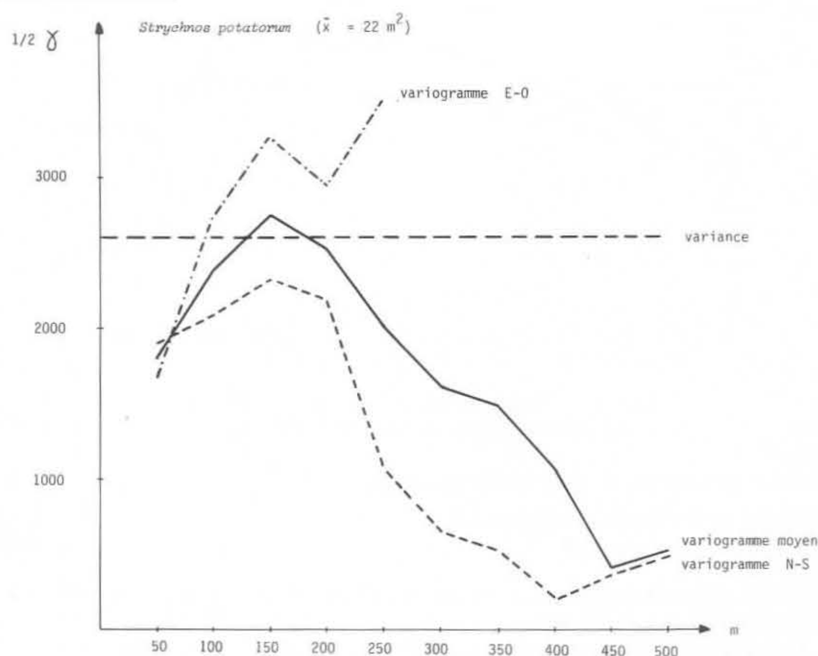


FIG. 9. – Variogrammes des surfaces des couronnes de *Strychnos potatorum* (Loganiaceae).

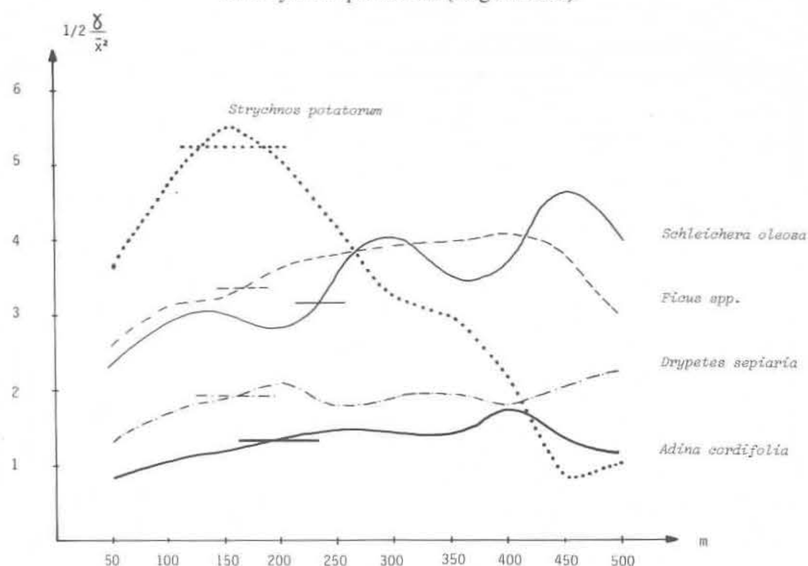


FIG. 10. – Variogrammes moyens normalisés des différentes espèces arborescentes étudiées. La ligne horizontale indique pour chacun d'eux la position de la variance normalisée.

Selon J. SERRA (comm. pers.), ces variogrammes expérimentaux, à l'exception de celui du *Strychnos* et peut-être celui du *Schleichera*, semblent être tous de même type mais avec des portées différentes, la portée étant un indicateur de la structuration des peuplements. Dans tous ces variogrammes, les effets de pépite c_0 (calculés par extrapolation) rapportés à la variance (c_0/c) sont tous du même ordre de grandeur (1/2) ce qui semble correspondre au rapport : surface des couronnes/taille des quadrats. Ceci explique une plus faible valeur chez *Drypetes sepiaria* par exemple.

Sur la figure 10, les variogrammes moyens de chaque espèce et leur variance ont été normalisés par rapport au carré de la moyenne de couverture des couronnes par quadrats ($\overline{x^2}$). Nous pouvons ainsi comparer les différentes espèces indépendamment de leur densité et faire apparaître des différences de détail entre les courbes obtenues. Nous observons ainsi des aspects différents entre les espèces végétales utilisées préférentiellement par chaque espèce de Primates (*Adina* et *P. senex; Drypetes, Walsura...* et *P. entellus; Strychnos* et Macaques) qu'il est encore difficile d'interpréter en l'absence d'un programme de simulation permettant de former des classes de formes de variogrammes.

CONCLUSION

Pour reprendre une comparaison de BOUCHON (1974), la moyenne et l'écart-type des hauteurs de peupliers, dans une plantation, ne suffisent pas pour décrire leur distribution en dôme traduisant l'effet de lisière.

De même, les indices de dispersion (par exemple, Indice de MORISITA, 1959) peuvent renseigner sur la propriété d'une variable d'être distribuée au hasard ou non. Or la répartition au hasard des organismes vivants n'existe pratiquement pas dans la nature. Il s'agit donc de qualifier les différents degrés d'aggrégats. CHESSEL (1978), par l'intermédiaire des statistiques non paramétriques, arrive à plusieurs catégories de possibilités. Il met aussi l'accent sur la richesse des structures rencontrées dans la nature et sur la nécessité d'utiliser des modèles combinatoires selon les structures étudiées.

Le variogramme expérimental tend à décrire la régionalisation de la variable de manière continue lorsque la distance h entre les quadrats est suffisamment petite. Il semble donc être le meilleur outil pour mettre en évidence les « ruptures » de répartition. Ces ruptures sont apparues au cours des discussions qui ont suivi le séminaire D.G.R.S.T. « Analyse structurale quantitative des forêts » comme l'un des facteurs, sinon le facteur le plus important pour la plupart des études de répartition spatiale des éléments d'un système naturel (N. DECOURT, comm. pers.). Dans les stratégies alimentaires des Primates, la distance de rupture caractérisant une espèce végétale consommée est à comparer à la distance moyenne de déplacements des animaux, ainsi qu'à la taille du groupe, à la surface de son territoire, donc à mettre en rapport avec de nombreux caractères sociaux assurant la cohésion du groupe.

Il va de soi que des caractéristiques du végétal autres que sa répartition spatiale interviennent dans les stratégies alimentaires des animaux. Ce sont, en particulier, les cycles de production des jeunes feuilles, des fleurs et des fruits, qui impliquent une analyse de la variation des disponibilités alimentaires dans le temps. Nous avons envisagé cette étude à l'aide du variogramme (A. HLADIK, 1978 *a*); mais il est vraisemblable qu'une analyse détaillée du phénomène spatio-temporel nécessite l'introduction d'autres modèles complémentaires.

Enfin, n'oublions pas que l'interface plantes-animaux se situe au niveau biochimique. La teneur de la plante en composés primaires (protides, glucides, lipides)

détermine l'énergie que l'animal peut obtenir et, en conséquence, la dépense énergétique maximale qu'il peut se permettre pour atteindre et collecter des ressources très dispersées. D'autres produits dits « secondaires » peuvent jouer un rôle toxique ou stimulant vis-à-vis de l'animal mais semblent, dans bien des cas, être utilisés comme « indicateurs » des composés primaires auxquels il les associent nécessairement (Hladik et Hladik, 1977).

L'étude écologique doit donc porter sur la répartition de ces composés dans le temps et dans l'espace, d'autant plus que les notions d'architecture et de sylvigenèse telles qu'elles sont développées par R. Oldeman dans les pages qui précèdent, évoquent des ensembles structuraux dont les caractéristiques physiologiques traduisent ou accompagnent vraisemblablement d'importantes différences de composition.

La prolongation de ce travail associé à un programme de simulation et éventuellement complété par d'autres méthodes, permettra, nous l'espérons, une analyse des interfaces dans l'écosystème forestier tropical, avant qu'une exploitation basée sur des connaissances incomplètes ne l'ait trop profondément transformé.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont tout d'abord à la Smithsonian Institution qui a financé le travail sur le terrain (Grant SF-9-7004 et NIH Grant MH 15673 à J. F. Eisenberg et S. Ripley). Nous remercions aussi le Centre de Morphologie Mathématique de l'École des Mines de Fontainebleau en les personnes de J.-P. Marbeau qui nous a introduit à la méthode des variables régionalisées et de J. Serra pour la critique constructive de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

Aubreville A. M. A., 1938. — La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales de l'Académie des Sciences Coloniales*, Paris, **9**, 1-245.

Bachacou J. et Decourt N., 1976. — Étude de la compétition dans des plantations régulières à l'aide de variogrammes. *Ann. Sc. Forest.*, **33**, 177-198.

Bouchon J., 1974. — Utilisation des variables régionalisées dans les inventaires forestiers. *I.U.F.R.O. and S.A.F. Meeting*, Syracuse (U.S.A.), 20-26 juin.

Chessel D., 1978. — Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In *Biométrie et Écologie*, J. M. Legay et R. Tomassone, éd., I.N.R.A., 45-135.

Dittus W. P. J., 1977. — The ecology of a semi-evergreen forest community in Sri Lanka. *Biotropica*, **9**, 268-286.

Hladik A., 1978 *a*. — Distribution of plants available as food to different primate species: a mathematical approach. In *Feeding behavior in relation to food availability and composition*, C. M. Hladik et D. J. Chivers, éd.; in *Recent Advances in Primatology*, D. J. Chivers et J. Herbert, éd., Academic Press, London, 391-398.

Hladik A., 1978 *b*. — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon : Distribution and composition of food for folivores. In *The Ecology of Arboreal Folivores*, G. G. Montgomery, éd., Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 51-71.

Hladik A. et Hladik C. M., 1969. — Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado, Panama. *La Terre et la Vie*, **1**, 25-217.

Hladik A. et Hladik C. M., 1977. — Signification écologique des teneurs en alcaloïdes des végétaux de la forêt dense : résultats des tests préliminaires effectués au Gabon. *La Terre et la Vie*, **31**, 515-555.

HLADIK C. M., 1977. — A comparative study of the feeding strategies of two sympatric species of leaf monkeys: *Presbytis senex* and *Presbytis entellus*. In *Primate Ecology: studies of feeding and ranging behavior in lemurs, monkeys and apes*, T. H. CLUTTON-BROCK, éd., *Academic Press*, London, 323-353.

HLADIK C. M. et HLADIK A., 1967. — Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biologia Gabonica*, **3**, 43-58.

HLADIK C. M. et HLADIK A., 1972. — Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. *La Terre et la Vie*, **2**, 149-215.

JONES E. W., 1945. — The structure and reproduction of the virgin forest of the North-Temperate zone. *New Phytologist*, **44**, 130-148.

MARBEAU J. P., 1976. — Géostatistique forestière; état actuel et développement nouveau pour l'aménagement en forêt tropicale. *Thèse, École supérieure des Mines*, Paris, C.N.R.S., A-O 12 221.

MATHERON G., 1965. — *Les variables régionalisées et leur estimation*, Masson, Paris, 306 p.

MILLIER C., POISSONNET M. et SERRA J., 1970. — Morphologie mathématique et sylviculture I.U.F.R.O., 3e *Conférence du groupe consultatif des Statisticiens Forestiers*, I.N.R.A., **72-3**, 287-307.

MORISITA M., 1959. — Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ.*, series E (biology), **2**, 215-235.

OLDEMAN R. A. A., 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, **70**, 204 p.

RICKLEFS R. E., 1977. — Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist*, **111**, 376-381.

WHITMORE T. C., 1975. — *Tropical rain forest of the Far East*. Clarendron Press, Oxford, 282 p.

WILLIAMSON G. B., 1975. — Pattern and seral composition in an old growth beech-maple forest. *Ecology*, **56**, 727-731.